Les Craticulariidae sont des spongiaires Hexactinellida Scopularia

Konstantin R. TABACHNICK
Institute of Oceanology, Academy of Sciences,
23 Krasilova street, 117218 Moscow (Russia)

Claude LÉVI
CNRS D 0699, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie,
Muséum national d'Histoire naturelle,
57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)

MOTS CLÉS
Spongiaires,
Hexactinellida,
systématique.

RÉSUMÉ
La découverte de spicules libres dans un nouveau spécimen de *Laocoetis perion* Lévi, de l'océan Indien, démontre que les Craticulariidae Rauff sont des Hexactinellida, Hexactinosa, Scopularia.

KEY WORDS
Porifera,
Hexactinellida,
systematics.

ABSTRACT
Free spicules found in a newly discovered specimen of *Laocoetis perion* Lévi, from the Indian Ocean, indicate that the family Craticulariidae Rauff belongs to the Hexactinellida, Hexactinosa, Scopularia.

Le genre *Laocoetis* Pomel, 1872 (= *Craticularia* Zittel, 1877) est un genre de Spongiaires classé dans les Hexactinellida, Hexasterophora, Hexactinosa ; il est signalé dès le Jurassique supérieur (Oxfordien) en Allemagne et devient surtout abondant au Crétacé en Europe du Nord comme en Australie. On le trouve encore dans les terrains périméditerranéens au cours du Miocène et l'espèce fossile la plus récente : *Laocoetis crassipes* Pomel est connue au Miocène en Algérie, en Espagne et en Italie. Elle a survécu semble-t-il à la crise messinienne puisqu'elle a été retrouvée dans le Pliocène en Italie, près de Genova et en Sardaigne (Matteucci 1989).

Le genre *Laocoetis* (= *Laocaetis*) fait encore partie de la faune actuelle. Il vit dans l'océan Indien ou *L. perion* a été découverte près de l'île de la Réunion (Lévi 1986). *L. perion* est une Craticulariidae typique ; les canaux aquifères, qui traversent transversalement l'éponge lamellaire, ont une disposition caractéristique bien observée chez diverses Craticulariidae fossiles ; Reiswig & Mehl (1994) ont confirmé la disposition en quinconce, dite « quadrunx » (Reid 1963), des canaux de *L. perion* et l'ont comparée à celle de l'espèce du Jurassique : *L. parallella* (Goldfuss, 1826) = ? *L. stellata* Lagneau-Hérenger, 1962.

Malheureusement les spécimens étudiés en 1986 étaient dépouillés de leurs tissus chargés de spicules libres, ce qui ne permettait donc pas de situer correctement la famille des Craticulariidae dans la classification des Hexactinosa.

En réexaminant d'anciennes collections, nous avons découvert récemment d'autres spécimens de *Laocoetis perion* Lévi de l'océan Indien, dont certains ont conservé leurs spicules libres. Il est donc maintenant possible de classer définitivement les Craticulariidae Rauff au sein des Hexactinosa.

Ces spécimens sont conservés dans les collections du MNHN sous les nos MNHN HCL 143 à 148.

NOUVELLES LOCALITÉS. — Fragments avec spicules libres :

Mayotte. W Passe Boueni, campagne Benthedi du navire océanographique *Suroît*, stn 49 F, 12°54'6S - 44°56'8E, profondeur 300-450 m (MNHN HCL 143).

Fragments sans spicules libres ; charpente dictyonine :

S du Banc de la Zélée. Campagne Benthedi du navire océanographique *Suroît*, stn 112 F, 12°26'5S - 46°16'E, profondeur 630 m (MNHN HCL 144).

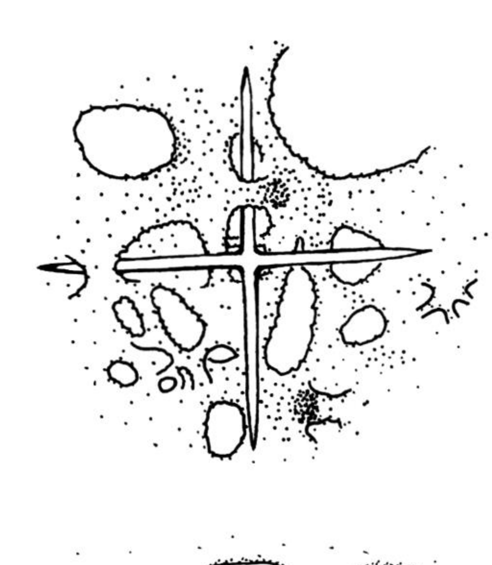
SE Îles Glorieuses. Campagne Benthedi du navire océanographique *Suroît*, stn 123 F, 11°31'8S - 47°23'5E, profondeur 700 m (MNHN HCL 145).

Île Maurice. Baie du Tombeau : 20°6'S - 57°27'E, profondeur inconnue. Collection Michel (MNHN HCL 146).

Île de la Réunion. Campagne MD32 du navire océanographique *Marion Dufresne*, stn CP 129, 20°51'S - 55°36'E, profondeur 290-300 m (MNHN HCL 147). — Stn 130, 20°51'S - 55°34'E, profondeur 300-380 m (MNHN HCL 148).

DESCRIPTION

La morphologie, l'organisation aquifère et la charpente dictyonine de tous ces spécimens sont en conformité avec celles du type de l'île de la Réunion. Ce sont des lames presque plates, sans



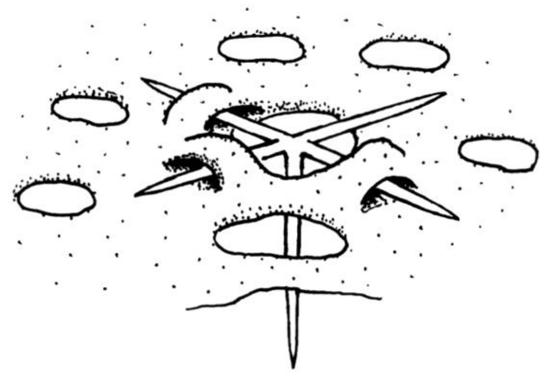


FIG. 1. — *Laocoetis perion* Lévi, 1986. Dermalia pentactines, x 87,5.

doute fragmentaires et la forme exacte de l'éponge intacte reste inconnue.
La charpente centrale est orientée perpendiculairement aux canaux aquifères et les mailles quadrangulaires mesurent environ 400 µm de long et 300 µm de large. En se rapprochant des deux surfaces, la charpente dictyonine est plus irrégulière, à mailles triangulaires et la couche superficielle est formée de spicules très épais, formant un cortex siliceux. Les spicules libres sont conservés dans les tissus rétractés, dans les mailles de la charpente dictyonine. On trouve au niveau du cortex siliceux de très rares dermalia pentactines. À l'intérieur, on observe des scopules, des discohexasters, hemidiscohexasters ou amphidiscohexasters et des uncinètes généralement fragmentaires. Il s'agit donc d'une spiculation absolument typique des Hexactinosa Scopularia.

Spicules
Pentactines dermalia (Fig. 1), très rares, dont certains, en place, sont imbriqués dans les hexactines du cortex siliceux, leurs actines paratangentielles pouvant être recouvertes par de petits arceaux du squelette dictyonine ; la longueur de leurs actines paratangentielles varie de 280-350 µm/15-18 µm.
Uncinètes fragmentaires ; ils mesurent 10-12 µm de diamètre.

Scopules
(Figs 3-11, 12A-E)
Ils sont de longueur et de forme variées ; on peut en distinguer deux groupes.
1. Les scopules épineux sont les plus nombreux. Ils se terminent par six ou huit rayons épineux terminés par un très petit disque apical. Les scopules épineux à huit rayons mesurent 200 à 490 µm de long ; leur tige est souvent courbée ; on observe trois bosses à la base des rayons terminaux. Ces rayons mesurent 30 à 80 µm de long ; les épines ne sont pas verticillées ; il existe un disque apical convexe. Des scopules épineux, très nombreux (Figs 6, 12A-D), semblables aux précédents, mesurent 190-370 µm de long ; ils sont parfois groupés en petits paquets. Les six rayons terminaux assez divergents mesurent 30-55 µm. Des scopules épineux de grande taille à quatre rayons terminaux mesurent entre 790 et 915 µm. Ils sont très rares (Fig. 3). D'autres scopules épi-

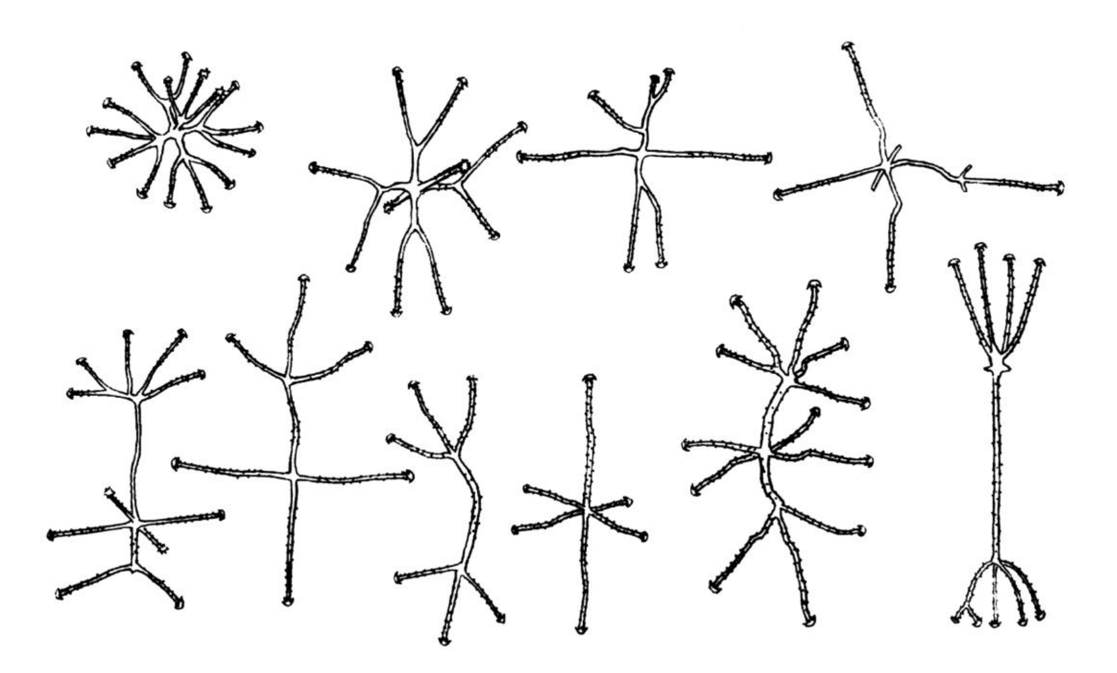


FIG. 2. — *Laocoetis perion* Lévi, 1986. Discohexasters et dérivés, x 84,6.

TABLEAU 1. — Mesures en µm des discohexasters et des scopules de *L. perion*.

	Nombre de mesures	Moyenne	Min.	Max.	Dev. stand.
Discohexasters de la face exhalante :					
diamètre	25	48	30	80	7
longueur des rayons terminaux	19	15	10	20	3
Discohexasters de la face inhalante :					
diamètre	25	50	36	100	7
longueur des rayons terminaux	25	14	10	26	4
Scopules de la face exhalante :					
longueur totale	25	302	190	790	111
longueur des rayons terminaux	25	50	30	190	30
Scopules de la face inhalante :					
longueur totale	25	269	200	490	65
longueur des rayons terminaux	25	41	30	80	10

neux ont quatre rayons courts et épais (Fig. 4).

2. Les scopules à tige lisse, de type lonchiole, mesurent 320-590 µm de long ; il existe généralement un seul rayon terminal (Figs 9, 12E), parfois deux, formant une fourche (Fig. 10). La tige et les rayons sont en continuité de part et d'autre d'un renflement. Les rayons mesurent 35-60 µm. Un spicule à tige lisse, mais très anormale, épaissie, sursilicifiée, mesure 700 µm/12 µm et se termine par un bouquet de rayons terminaux pointus divergents plus courts que ceux des spicules précédents. Il rappelle un sarule. On trouve encore des scopules à plusieurs rayons lisses et très courts (5-40 µm), parallèles ou légèrement convergents (Figs 7, 8, 11).

Discohexasters et dérivés

Discohexasters ou dérivés hemidiscohexasters, amphidiscohexasters (Figs 2, 12F-H) à actines secondaires très minces se terminant par un très petit disque. La configuration de ces spicules est très variable. Beaucoup sont des hexasters typiques avec rayons primaires courts (10 µm) et rayons secondaires plus longs (15 µm) et souvent sinueux. Leur diamètre est voisin de 50 µm ; mais il existe de nombreux spicules de forme dérivée, dont certains rayons primaires sont allongés et peuvent mesurer 20-25 µm. La longueur totale de ces spicules asymétriques peut atteindre 70-100 µm.

Les discohexasters des deux faces de l'éponge sont très semblables ; les scopules de la face exhalante ont des longueurs maximales plus variées que ceux de la face inhalante.

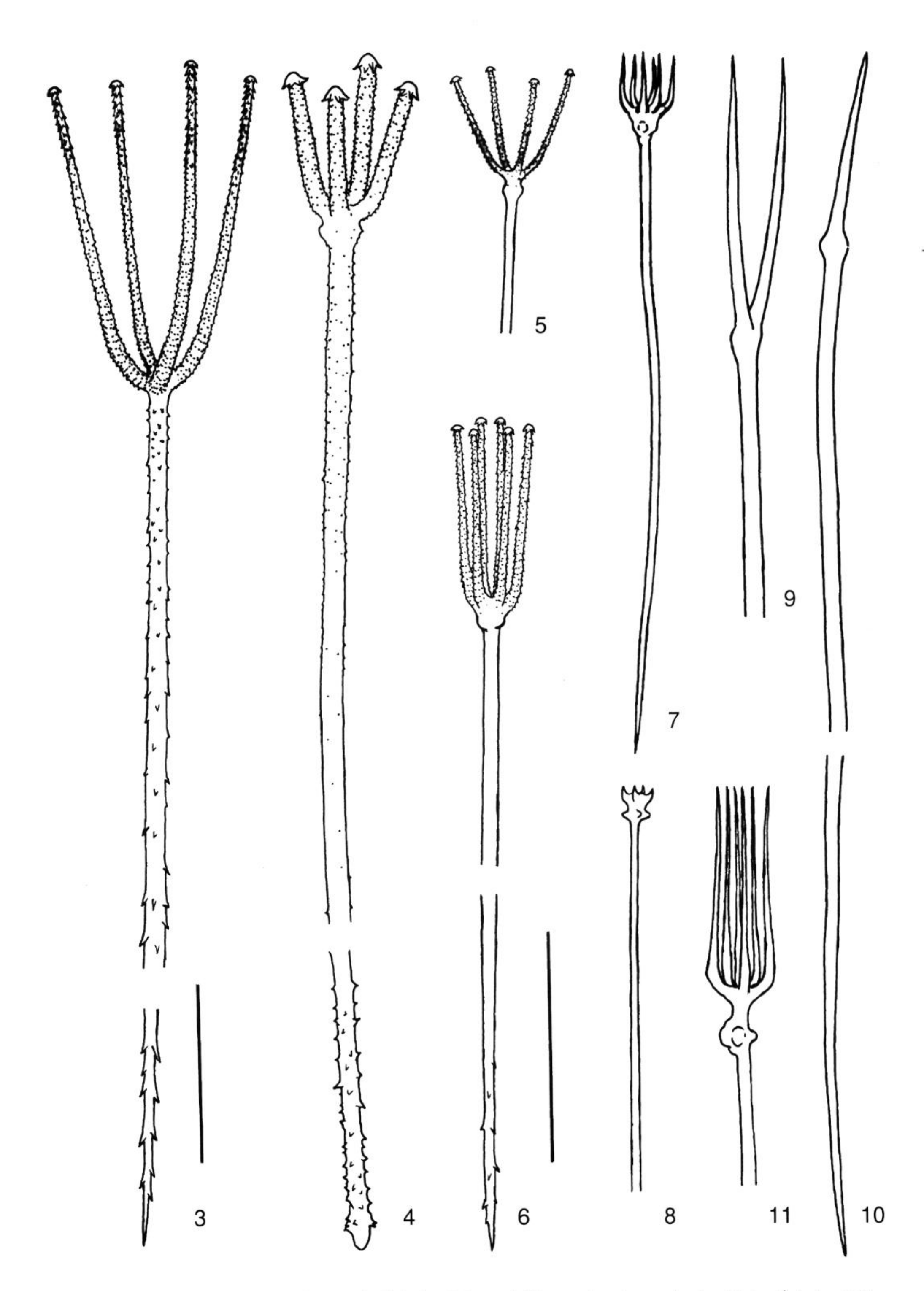
DIAGNOSE DU GENRE
Laocoetis Pomel, 1872
(dérivée de la diagnose de Moret, 1924)

Éponge en forme de coupe plus ou moins évasée ; réseau dictyonal du squelette parcouru par des canaux aveugles, alternés, exhalants ou inhalants, débouchant au niveau des surfaces par des ouvertures, exhalantes ou inhalantes, très régulièrement disposées en quadrillage. Spicules libres : pentactines de la face inhalante, uncinètes, scopules et lonchioles, discohexasters et leurs dérivés.

REMARQUES

L'organisation du système aquifère sert aujourd'hui de base à la classification des familles des Hexactinellida, Hexactinosa (Ijima 1927 ; Reid 1963). Il est notamment possible d'observer chez les espèces fossiles les principales cavités ou les canaux modelant le squelette principal dictyonine, formé d'hexactines soudés. D'après Ijima (1927), les Farreidae, les Euretidae et les Aulocalycidae sont caractérisés par un squelette non canalisé, homogène à quelques exceptions près.

Les Tretodictyidae ont un squelette avec schizo-



FIGS 3-11. — *Laocoetis perion* Lévi, 1986. **3**, scopule. Échelle : 0,1 mm. **4-11**, scopules et scopules-lonchioles. Échelle : 0,05 mm.

rhyses ; les Aphrocallistidae ont un squelette à diarhyses.
La famille des Craticulariidae Rauff, 1894, transformée à tort en Laocoetidae (Mehl, 1992), a une organisation aquifère caractéristique avec alternance d'epirhyses et d'aporhyses disposés en quinconces : type « quadrunx » (Reid 1963). Ijima (1927 : 248) a considéré qu'elle devait être classée parmi les Scopularia, alors qu'on ne connaissait pas les spicules libres. Il a décrit et placé dans cette famille un genre actuel monospécifique : *Tretorete incertum* des îles Sulu, mais il y a trouvé peu de spicules libres (oxyasters et uncinètes) et il est resté prudent sur sa position taxonomique.
Reid (1963) a également pensé trouver une Craticulariidae, en décrivant le genre *Leptophragmella*, dont l'espèce-type est *L. choanoides* (Schulze *et* Kirkpatrick) ; mais Reiswig & Mehl (1994) ont fait une belle étude de l'organisation de cette espèce et ils ont montré que le genre *Leptophragmella* Reid doit être mis en synonymie avec le genre *Chonelasma* Schulze et que seule l'espèce *Laocoetis perion* Lévi est avec certitude une Craticulariidae.
Le deuxième groupe de caractères, concernant les types de spicules libres présents dans et autour des mailles du squelette dictyonine, est plus utilisé pour identifier les genres que les familles. Ces spicules libres sont très rapidement dispersés après la mort de l'éponge. Ils ont donc uniquement servi à la classification zoologique. Schulze (1887) a établi la classification encore utilisée aujourd'hui en proposant la subdivision des Hexactinosa en Clavularia (à clavules) et Scopularia (à scopules). Les Craticulariidae se rangent donc parmi les Scopularia.
La comparaison des spicules libres des divers Hexactinosa, Scopularia, montre qu'il existe toujours simultanément dans l'éponge des uncinètes, des scopules et des hexasters. En surface, les dermalia sont toujours signalés ; en revanche les gastralia sont souvent déclarés absents (normalement ou par accident). C'est le cas chez *L. perion.* Les dermalia sont soit des hexactines simples ou hexactines pinulaires, soit des pentactines épineux ; mais certaines espèces ont des dermalia hexactines à rayon distal court ou vestigial. Les gastralia sont généralement pentactines ou diactines, même si les dermalia sont hexactines. Les dermalia pentactines existent chez diverses Tretodictyidae et Euretidae et les rares pentactines de *Laocoetis* couverts de petites épines sont semblables à ceux des *Chonelasma* et des *Eurete.*
La plupart des Scopularia ont des uncinètes dont la diversité morphologique est peu évidente.
Les scopules sont plus variés : à tige épineuse ou lisse et rayons distaux épais, peu divergents ou presque parallèles ; à tige épineuse et rayons distaux peu épais et généralement divergents ; ou encore à rayons distaux enflés en bulbes terminaux [tyloscopules de Mehl (1992)] ; on trouve encore des scopules à tige lisse et rayons distaux pointus. En ce qui concerne les scopules, *Laocoetis* en a plusieurs catégories, dont les plus nombreuses sont à six ou huit rayons peu divergents. Les *Chonelasma* ont des scopules avec quatre à cinq rayons distaux.
Laocoetis produit, en outre, des scopules à tige lisse et un ou deux rayons pointus. Ce type de spicule est peu répandu. Il semble correspondre aux lonchioles décrits par Ijima (1927) chez une Farreidae, mais non figurés. On en connait chez certaines espèces d'Euretidae comme *Eurete schmidti* Schulze (1887, pl. LXXVIII), chez *Pleurochorium* et chez des Aphrocallistidae (Mehl, 1992). Les *Laocoetis* n'ont pas de tyloscopules.
Enfin les Hexactinosa ont toujours des hexasters sous forme d'oxyhexasters, de discohexasters et de leurs dérivés. La présence d'hemihexasters a déjà été signalée chez les Aphrocallistidae et, peut-être, chez les *Margaritella*, genre d'Euretidae.
En conclusion, sans l'observation de leur structure aquifère caractéristique, il serait très difficile actuellement de classer les espèces d'Hexactinosa uniquement d'après leurs caractères spiculaires.

Remerciements
Nous remercions vivement Chantal Bezac, Nicole Boury-Esnault et Jean Vacelet, du Centre Océanologique de Marseille-Endoume et toute l'équipe de la campagne océanographique Benthedi dans l'océan Indien. Ils ont permis le développement de ce travail, qui a reçu le soutien du CNRS et de la Ville de Marseille.

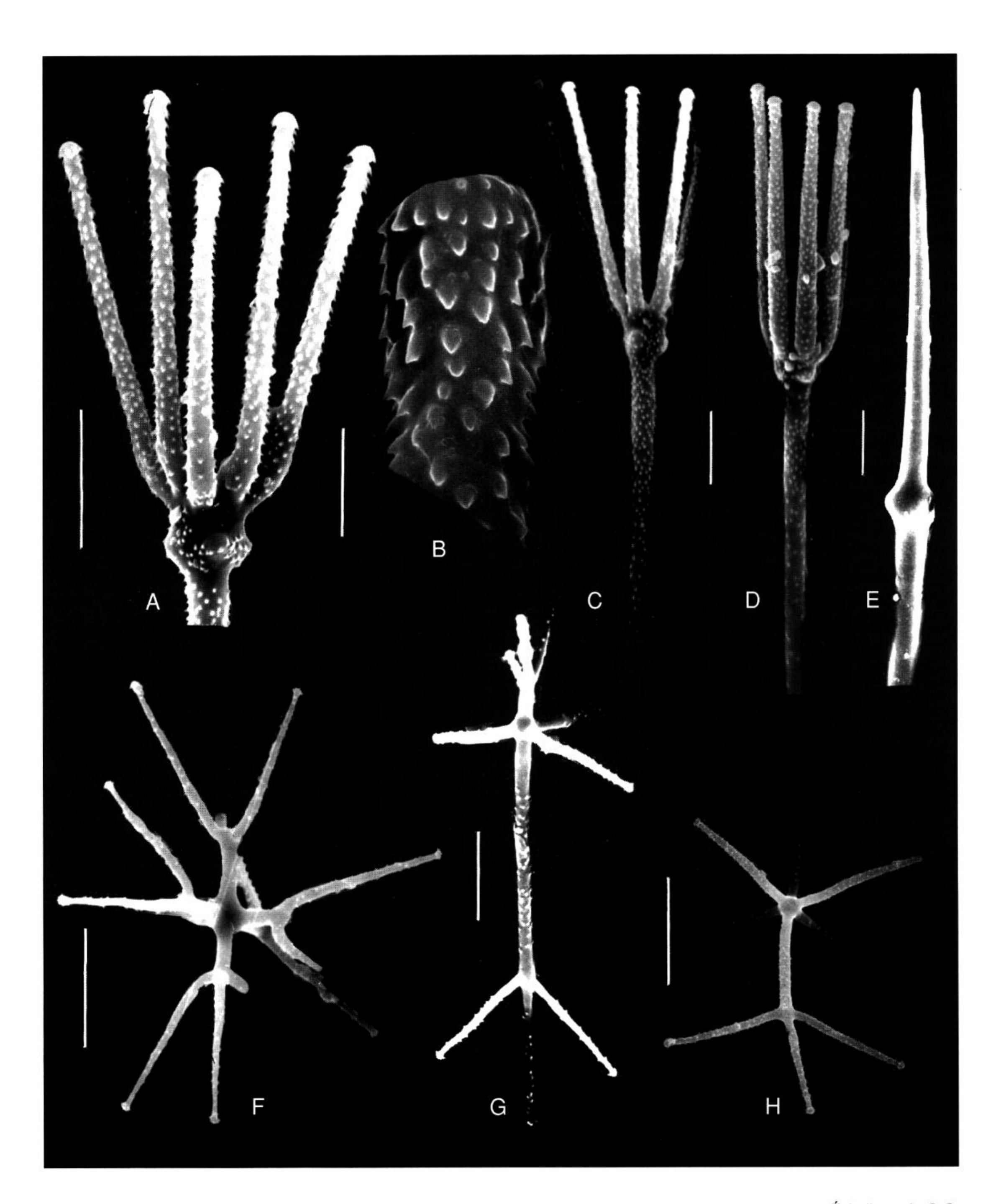


Fig. 12. — *Laocoetis perion* Lévi, 1986 ; **A**-**D**, scopules ; **E**, lonchiole ; **F**-**H**, discohexasters et hemihexasters. Échelles : A, C-G, 10 µm ; B, 2,3 µm ; H, 17,5 µm.

RÉFÉRENCES

Ijima I. 1927. — The Hexactinellida of the Siboga Expedition. *Siboga Expedition Report* 6: 1-383.

Levi C. 1986. — *Laocaetis perion* nov. sp., Spongiaire Hexactinellide Craticulariidae de l'océan Indien. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, série 4, A 8 (3): 437-442.

Mateucci R. 1989. — Presenza di *Laocaetis crassipes* Pomel (Dictyida, Hexactinosa) nel Pliocene inferiore di Capo S. Marco (Sardegna sudoccidentale). *Rendiconti Societa Geologia Italiana* 12: 21-34.

Mehl D. 1992. — Die Entwicklung des Hexactinellida seit dem Mesozoikum. Paleobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. *Berliner Geowissenschaften Abhandlungen* Serie E 2: 1-164.

Moret L. 1924. — Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Miocène de l'Algérie. *Mémoire de la Société géologique de France*, N.S. 1: 6-28.

Pomel A. 1866-1872. — *Paléontologie ou description des animaux fossiles de la province d'Oran*. Zoophytes, fascicule 5, Spongiaires. Oran.

Rauff H. 1893. — Palaeospongiologie. *Paläeontographica* xl: 1-232.

Reid R. E. H. 1963. — Notes on a classification of the Hexactinosa. *Journal of Paleontology* 37: 218-231.

Reiswig H. M. & Mehl D. 1994. —Reevaluation of *Chonelasma* (Euretidae) and *Leptophragmella* (Craticulariidae) (Hexactinellida): 151-165, *in* van Soest, Van Kempen & Braekman (eds), *Sponges in Time and Space*. Balkema, Rotterdam.

Schulze F. E. 1887a. — Über den Bau und das System der Hexactinelliden. *Abhandlungen der königliche preussichen Akademie der Wissenschaften Berlin (Physic-Math.)* 1886: 1-97.

— 1887b. — Report on the Hexactinellida collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876. *Reports of the Scientific Results of the Voyage of Challenger*, Zoology 21: 1-513.

Zittel K. A. 1877. — Studien über fossile Spongienii, Hexactinellidae. *Abhandlungen der königliche bayerische Akademie Wissenschaften München* XIII: 1-63.

Soumis pour publication le 21 décembre 1995 ;
accepté le 17 avril 1996.